Труды Зоологического института РАН
Том 319, № 4, 2015, с. 545–549



УДК 595.132

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РОДА *TOBRILUS* (NEMATODA: ENOPLIDA: TOBRILIDAE)

С.Я. Цалолихин

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: nematoda@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Род *Tobrilus* (Bastian, 1865) включает 15 валидных видов, не считая эндемиков Байкала. Все эти виды делятся на 3 группы: «классические» (виды, описанные не позднее первой трети XX века), «новые» и байкальские эндемики. «Классические» и «новые» виды тесно связаны дифференциальными диагнозами. Определение «новых» видов затруднительно. Для облегчения их определения предлагаются ключи, составленные отдельно для самок и самцов.

Ключевые слова: определительный ключ, таксономия, Tobrilidae

MODERN STATE OF THE GENUS *TOBRILUS* (NEMATODA: ENOPLIDA: TOBRILIDAE)

S.Ya. Tsalolikhin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034, Saint Petersburg, Russia; e-mail: nematoda@zin.ru

ABSTRACT

The genus *Tobrilus* (Bastian 1865) includes 15 valid species, not counting the endemics of Lake Baikal. These species are subdivided into three groups: “classic” (species described not later than in the first third of the XX century), “new” and Baikal endemics. “Classic” and “new” are closely related through differential diagnosis. The identification of “new” species is difficult. This article provides identification keys for these species presented separately for females and males.

Key words: identification key, taxonomy, Tobrilidae

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущей статье, посвящённой обзору и таксономической структуре рода *Tobrilus* (Цалолихин [Tsalolikhin] 2009), рассматривались «классические виды», т.е. описанные не позднее первой трети XX века. Ко второй группе были отнесены виды, описанные в последующее время («новые виды»), и, наконец, третью группу составили виды из оз. Байкал, которые должны рассматриваться тоже как «новые». Рассматривать «новые виды» отдельно от «классических» не правомерно, т.к. дифференциальные диагнозы «новых видов» непосредственно или опосредованно замыкаются на диагнозы «классических» через диагнозы хронологически ранее описанных видов из категории «новые». Ориентироваться в видовом составе рода *Tobrilus* крайне сложно из-за

чрезвычайного морфологического сходства видов и слабо выраженных видовых признаков. Это связано и с внутривидовой, и внутрипопуляционной изменчивостью. Практически все видовые отличия базируются на морфометрии и параметрии, а собственно морфологические признаки почти не используются в таксономических построениях, что связано с бедностью таковых у нематод. Всё это очень осложняет построение видовых определительных ключей, которые, тем не менее, крайне необходимы в фаунистических и экологических исследованиях. Концепция рода *Tobrilus* в настоящей публикации соответствует предложенной ранее (Tsalolikhin 2001).

В предлагаемых ниже ключах объединены обе категории рода *Tobrilus*: «классические виды» и «новые». За рамки обзора вынесены только байкальские виды. В ключах использовано минимальное количество наиболее легко наблюдаемых признаков. За основу взяты обзорные работы по систематике тобрилид и публикации с первоописаниями видов (не учтённые в обзорах): Гагарин [Gagarin] 1989, 1991, 1993, 1996, 2004; Гагарин и Гусаков [Gagarin and Gusakov] 1998; Цалолихин [Tsalolikhin] 1983; Цалолихин [Tsalolikhin] 2009.

В ключах, кроме стандартных индексов де Мана, применяемых в систематике свободноживущих нематод, использованы следующие сокращения и индексы: c´ – отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса; V–an/cd – отношение расстояния от вульвы до ануса к длине хвоста; Spic. – длина спикул; suppl. – число супплементов; SR – длина супплементарного ряда.

Ключ для определения видов рода *Tobrilus* по самкам

1(4) Головные щетинки очень короткие, не более 20% ширины головы.

2(3) Буккальная полость бокаловидная; c´=3–4 .... ***T. brevisetosus*** (Filipjev, 1929) L=1045–1518 (1284) мкм; a=18.7–22.8 (20.7); b=4.1–5 (4.4); c=7.3–12 (9.4); V=42–52(49)%; c´=3–4; V–an/cd=2.8–5(3.7). Европа, Северо-Запад России, Западная Сибирь. (Комментарий 1).

3(2) Буккальная полость очень узкая; c´=2–2.5 .... ***T. modestus*** Gagarin, 1996 L=1135–1188 мкм; a=11.6–15.2; b=5.9–6.7; c=10.5–11.4; V=38–48%. П-ов Таймыр. (Комментарий 2).

4(1) Головные щетинки не менее 25% ширины головы.

5(6) Амфиды с хорошо выраженными филаментами ... . ***T. aberrans*** (Filipjev, 1928) L=1580–2774 (1964) мкм; a=24.5–38 (30.5); b=5.1–6.8 (5.6); c=9.2–13.2 (11.3); V=39–50 (43)%; V–an/cd=4–7 (5). Европа, Северо-Запад России, бассейн Волги, Передняя Азия. (Комментарий 1).

6(5) Амфиды плохо различимы или неразличимы вовсе (филаменты не выражены).

7(14) Субтерминальная щетинка всегда имеется.

8(13) Головные щетинки 30–40% ширины головы.

9(12) V–an/cd=4–5.

10(11) c´=5 .... ***T. wesenbergi*** (Micoletzky, 1925) L= 1450–1750 (1600) мкм; a=23–25 (28); b=3.6–5.7 (4.8); c=6.7–9.3 (8.6); V=43–51 (45)%. Западная Европа. (Комментарий 3).

11(10) c´=3.6–4.4 .... ***T. affinis*** Gagarin, 1996 L=1911–2460 (2108) мкм; a=20.3–32.5; b=4.7–6 (5.4); c=9.4–12.7; V=43–59 (50)%; V–an/cd=4. П-ов Таймыр. (Комментарий 2).

12(9) V–an/cd=3 ..... ***T. minor*** Gagarin et Gusakov, 1998 L=1285–1502 мкм; a=17.8–20.1; b=4.2–4.4; c=8.6–9.6; V=47–50%; c´=3.7–4.9. Бассейн Волги.

13(8) Головные щетинки 23–25% ширины головы .... ***T. shoshinorum*** Tsalolikhin nom. nov. (Syn. *T. minor* Gagarin et Gusakov, 1998; apud Шошин и Шошина [Shoshin and Shoshina] 2003). L=1550–1620 мкм; a=21.1–22.1; b=4.7–4.8; c=8.7–8.9; V=47–49%; c´=4–5; V–an/cd=3.5. Волга. (Комментарий 4).

14(7) Субтерминальная щетинка отсутствует.

15(18) Головные щетинки не более 25% (у самцов до 30%) ширины головы .... **gr. helveticus**

16(17) V–an/cd = 4 .... ***T. nepalensis*** Tsalolikhin, 1983 L=2170 мкм; a=25.2; b=4.1; c=9.9; V=47%; c´=5. Гималаи.

17(16) V–an/cd = 2.5–3 ... ***T. helveticus*** (Hofmaenner, 1914) L=1357–2250 (1775) мкм; a=24–40 (31); b=4–6.2 (5.5); c=6.2–9 (7.4); V=43–47 (45)%; c´=6–8 (7); V–an/cd=2.5–3. Палеарктика. (Комментарий 5).

18(15) Головные щетинки не менее 30% ширины головы.

19(20) Буккальная полость очень узкая; карманы стомы составляют не более 1/3 буккальной полости .... ***T. tripylis*** Gagarin, 1991 L=1665 мкм; a=18; b=6.7–8.2; c=11.5; V=43%; c´=3; V–an/cd=3.5. П-ов Таймыр. (Комментарий 2).

20(19) Буккальная полость в разной степени воронковидная или бокаловидная; карманы стомы составляют не менее 1/3 буккальной полости.

21(24) Длина тела не более 1600 мкм.

22(23) c´ не более 3 .... ***T. parvus*** Gagarin, 1991 L=1405 мкм; a=22.8; b=4.7; c=9.6; V=49; V–an/cd=4. П-ов Таймыр.

23(22) c´ не менее 4.5 .... ***T. minimus*** Gagarin, 2006 L=1411–1591 (1473) мкм; a=18–21 (19); b=3.9–4; c=8.3–9.2 (8.7); V=52–54 (53)%; V–an/cd=3. П-ов Камчатка. (Комментарий 6).

24(21) Длина тела не менее 1600 мкм.

25(26) Хвост от половины длины резко суживается, становясь очень тонким .... ***T. kamtschaticus*** Gagarin, 2004 L=2653–3338 (2963) мкм; a=21–28 (26); b=5.3–6.4 (6); c=8.4–10.4 (9.6); V=40–43 (42)%; c´=5–7 (6); V–an/cd=4.5. П-ов Камчатка.

26(25) Хвост суживается довольно плавно, дистально не истончён .... **gr. gracilis** Самки видов *T. gracilis* (Bastian, 1865) и *T. phantasus* Tsalolikhin, 1983 практически неразличимы (см. ключ для определения самцов). (Комментарий 7).

Ключ для определения видов рода *Tobrilus* по самцам

1(4) Буккальная полость очень узкая, карманы занимают не более 1/5 общей глубины стомы.

2(3) Головные щетинки не более 20% ширины головы .... ***T. modestus*** Gagarin, 1996 L=1183–1257 мкм; a=15.2–18.5; b=6.1–6.6; c=12.6–13.8; c´=2–2.5. Spic.=36–38 мкм; suppl. 7–8. П-ов Таймыр.

3(2) Головные щетинки не менее 25% ширины головы .... ***T. tripylis*** Gagarin, 1991 L= L=1547 мкм; a=20.9, b=7.2; c=15.7; c´=3. Spic.=41 мкм; suppl. 8–10. П-ов Таймыр.

4(1) Буккальная полость в разной степени воронковидная или бокаловидная, карманы занимают не менее 1/3 общей глубины стомы.

5(8) Субтерминальная щетинка имеется.

6(7) Головные щетинки не менее 35% ширины головы .... ***T. affinis*** Gagarin, 1996 L=1902–2560 (2227) мкм; a=24.9–40 (33.2); b=5.4–6.6 (5.9); c=13.8–22.2 (17.9); c´=2.2–2.9 (2.5). Spic.=46–54 мкм; suppl. 9–12. П-ов Таймыр.

7(6) Головные щетинки не более 30% ширины головы .... ***T. shoshinorum*** Tsalolikhin nom. nov. (Syn. *T. minor* Gagarin et Gusakov, 1998 apud Шошин и Шошина [Shoshin and Shoshina] 2003). L=1350–1630 (1500) мкм; a=22–32.2 (26.2); b=4.5–5.2 (4.9); c=9.5–12.2 (11.2); c´=3.3–4.1 (3.7). Spic. 42–46 (44); suppl. 6. Волга. (Комментарий 4).

8(5) Субтерминальная щетинка отсутствует.

9(10) Головные щетинки не более 20% ширины головы .... ***T. brevisetosus*** (Filipjev, 1929) L=1275–1540 (1365) мкм; a=23–33 (28.3); b=3.8–4.4 (4.2); c=10.1–14.2 (12.2); c´=4. Spic.=30–40 (32) мкм; suppl. 6–7. Западная Европа, Северо-Запад России.

10(9) Головные щетинки не менее 25% ширины головы.

11(12) Хвост от половины длины резко сужается, становясь очень тонким ... ***T. kamtschaticus*** Gagarin, 2004 L=2301–3034 (2622) мкм; a=30–39 (35); b=5.6–6.8 (6.1); c=12–17 (14.6); c´=3–4. Spic.=45–50 (48); suppl. 7–10. П-ов Камчатка.

12(11) Хвост сужается довольно плавно, дистально не истончён.

13(14) Амфиды хорошо различимы, филаменты выражены .... ***T. aberrans*** (Filipjev, 1928) L=1658–1885 мкм; a=44–46; b=5.2–5.7; c=15.1–16.9; c´=3–4. Spic.=35–39 мкм; suppl. 6. Европа, Северо-Запад России, Передняя Азия.

14(13) Амфиды плохо различимы, филаменты не выражены.

15(20) c´ не более 3.

16(17) Суплементов 6 .... ***T. parvus*** Gagarin, 1991 L=1205 мкм; a=25; b=4.5; c=11.8; c´=3. Spic.=32 мкм. П-ов Таймыр.

17(16) Суплементов 9–10.

18(19) Длина пищевода не более 300 мкм .... ***T. phantasus*** Tsalolikhin, 1983 L=1320–1490 (1420) мкм; a=38–48 (43); b=4.5–5.2 (4.8); c=13.1–21.5 (16.4); c´=2–3. Spic.=25–31 (27) мкм; suppl. 9–10. Монголия.

19(18) Длина пищевода не менее 400 мкм .... ***T. nepalensis*** Tsalolikhin, 1983 L=1640–1800 мкм; a=29–30; b=4.1; c=10–14; c´=3–3.5. Spic.=33–36 мкм; suppl. 9. Гималаи.

20(15) c´ не менее 4 .... ***T. gracilis*** (Bastian, 1865). (Syn. *T. tenuicaudatus* Gagarin, 1989 syn. nov.) L=1460–2600 (1954) мкм; a=20–45 (31); b=4.3–6.6 (5.4); c=10.4–17 (14); c´=3–4. Spic.=36–42 (37) мкм; suppl. 6–10. Голарктика. (Комментарий 7).

Комментарии к ключам для определения видов рода *Tobrilus*

Комментарий 1. Переописание видов *T. brevisetosus* и *T. aberrans* с выделением лектотипов см.: Цалолихин [Tsalolikhin] 2005a, 2007.

Комментарий 2. В дифференциальном диагнозе вида *T. tripylis* (Гагарин [Gagarin] 1991) отмечается отличие этого вида от всех остальных представителей рода очень узкой буккальной полостью и очень коротким пищеводом. Такая же чрезвычайно узкая буккальная полость и короткий пищевод характерны и для вида *T. modestus* (Гагарин [Gagarin] 1996), который был описан позже. Самцы этих видов практически неразличимы, если не считать разницы в длине головных щетинок. Длина суплементарных рядов у этих видов различна, но пропорциональна длине тела: у *T. tripylis* SR/L = 22%, у *T. modestus* SR/L = 21%.

Комментарий 3. Вид *T. wesenbergi* достоверно известен только по самкам. Очень неполное описание самца (Libermann 1928) не позволяет с уверенностью считать, что речь идёт именно об этом виде. По этой причине в ключ для определения видов по самцам вид *T. wesenbergi* не введён.

Комментарий 4. В среднем течении Волги были обнаружены нематоды (самки и самцы!), отнесённые авторами находки (Шошин и Шошина [Shoshin and Shoshina] 2003) к виду *T. minor* Gagarin et Gusakov,

1998. Однако, в отличие от *T. minor*, вид из материала Шошиных имеет значительно более короткие головные щетинки, что является видовым признаком.

Комментарий 5. Вид *T. helveticus* известен только по самкам. Таксономический анализ вида см.: Цалолихин [Tsalolikhin] 2009. К этому виду очень близок вид *T. unisexus* Gagarin, 1989, который отличается от *T. helveticus* только большей длиной головных щетинок, хотя в дифференциальном диагнозе (Гагарин [Gagarin] 1989) указывается ещё и на более короткий хвост и более переднюю вульву. Однако таких различий реально не существует – и длина хвоста, и положение вульвы у этих видов одинаковы (Гагарин [Gagarin] 1993; Цалолихин [Tsalolikhin] 2009). Что касается строения головы, то, если судить по рис. 1 (Гагарин [Gagarin] 1989), головные щетинки *T. unisexus* имеют длину 50 мкм, а ширина головы равна 150 мкм. Такое же несоответствие с описанием имеет и рисунок хвоста. В связи с этим вид *T. unisexus* следует отнести к категории species inquirenda.

Комментарий 6. Вид *T. minimus* Gagarin, 2006 (syn. *T. minor* Gagarin, 2004 = *T. minor* Gagarin et Gusakov, 1998) (Гагарин [Gagarin] 2006) известен только по самкам.

Комментарий 7. Морфометрические и параметрические характеристики *T. tenuicaudatus* Gagarin, 1989 (Гагарин [Gagarin] 1989) полностью совпадают с таковыми *T. gracilis* (Гагарин [Gagarin] 1993; Цалолихин [Tsalolikhin] 2009). Указанные в дифференциальном диагнозе различия между этими видами укладываются в пределы внутривидовой изменчивости, что позволяет свести вид *T. tenuicaudatus* в синонимы к *T. gracilis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Всё вышеизложенное позволяет считать валидными следующие виды рода *Tobrilus* (не считая байкальских эндемиков): *T. aberrans* (Filipjev, 1928), *T. affinis* Gagarin, 1996, *T. brevisetosus* (Filipjev, 1929), *T. gracilis* (Bastian, 1865), *T. helveticus* (Hofmaenner, 1914), *T. kamtschaticus* Gagarin, 2004, *T. minimus* Gagarin, 2006, *T. minor* Gagarin et Gusakov, 1998, *T. modestus* Gagarin, 1996, *T. nepalensis* Tsalolikhin, 1983, *T. phantasus* Tsalolikhin, 1983, *T. parvus* Gagarin, 1991, *T. shoshinorum* Tsalolikhin nom. nov., *T. tripylis* Gagarin, 1991, *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925). Объединение родов *Tobrilus* Andrassy, 1959 и *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981 (Zullini 2006) не оправдано по причине принципиально различного строения супплементарного аппарата самцов, играющего ведущую роль в процессе репродуктивной изоляции (Цалолихин [Tsalolikhin] 1981, 1983, 2005b, 2006). При этом, однако, строение стомы у этих родов практически одинаковое, что затрудняет правильную идентификацию рода при отсутствии самцов в обрабатываемом материале, и виды тобрилюсов или эутобрилюсов, описанные только по самкам, недостаточно достоверны.

К наиболее значимым видовым признакам в пределах рода *Tobrilus* следует относить длину тела, наличие или отсутствие субтерминальной щетинки, длину головных щетинок и отношение этой длины к ширине головы, длину пищевода, длину хвоста, отношение расстояния от вульвы до ануса к длине хвоста, отношение длины хвоста к анальному диаметру. Что касается половых признаков самцов, то здесь можно отметить длину спикул и, в известной мере, число супплементов. Дело в том, что строение супплементарного аппарата у тобрилид из рода *Tobrilus* – родовой признак (Цалолихин [Tsalolikhin] 2006), и, соответственно, все соотношения между длиной супплементарного ряда и длиной тела, или длиной спикул и длиной супплементарного ряда и т.д. разнятся чрезвычайно мало у разных видов, хотя число супплементов в ряде случаев можно отнести к видовому признаку. К родовым признакам относится и положение амфида, который у тобрилид всегда расположен на уровне границы буккальной полости и карманов (иное положение амфида, упоминаемое в ряде описаний, как правило, результат ошибки наблюдения) и, конечно, строение собственно карманов, всегда «наложенных» друг на друга. В качестве видового признака не может рассматриваться наличие «биокристаллов». Во-первых, неудачен сам термин «биокристаллы». Что это значит – кристаллы из биологических материалов? Во-вторых, кристаллоиды (именно так эти образования называются в мировой научной литературе) в полости тела нематод могут формироваться в результате физиологических причин – это продукты обмена. Как правило, такие кристаллоиды состоят из соединений серы, фосфора, углеводов и нередко наблюдаются у отдельных особей в пределах одной популяции (Цалолихин [Tsalolikhin] 1983, 1987; Bird et al. 1991; Nüss and Trimkowski 1984; Schiemer 1971). Дальнейшие исследования с использованием методов молекулярной биологии должны внести существенный вклад в систематику семейства Tobrilidae и рода *Tobrilus* в частности. Не исключено, что тогда многие современные виды будут синонимизированы или получат ранг подвидов или географических рас.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного исследовательского проекта № 01201351195 (Российская Федерация).

ЛИТЕРАТУРА

Bird A.F., McClure S.G. and Nicholas W.L. 1991. Observations on crystalloid bodies in the pseudocelom of *Eutobrilus heptapapillatus*. *Journal of Nematology,* **23**: 39–47.

Gagarin V.G. 1989. New and rare species of the family Tobrilidae. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **68**: 18–25. [In Russian].

Gagarin V.G. 1991. Nematodes of family Tobrilidae from the Arctic water bodies. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **70**: 11–21. [In Russian].

Gagarin V.G. 1993. Free-living nematodes from freshwaters of Russia. Hydrometeoizdat, Saint-Petersburg. 351 p. [In Russian].

Gagarin V.G. 1996. Free-living nematodes from some water bodies of the Taimyr Peninsula. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **75**: 323–334. [In Russian].

Gagarin V.G. 2004. Some tobrilids from Lake Kuril'skoe (Kamchatka Peninsula, Russia). *Zoologicheskiy Zhurnal,* **83**: 526–535. [In Russian].

Gagarin V.G. 2006. *Tobrilus minimus* nom. n. is a new name for *Tobrilus minor* Gagarin 2004. *Zoologicheskiy Zhurnal,* **85**: 662. [In Russian].

Gagarin V.G. and Gusakov V.A. 1998. Two new species of free-living nematodes from Volga River. *Zoologicheskiy Zhurnal,* **77**: 1064–1067. [In Russian].

Libermann A. 1928. Über die Bodenfauna der Moldau im Gebiete von Prag. Internationale *Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **20**: 103–115.

Nüss B. and Trimkowski V. 1984. Physikalische Mikroanalysen an kristalloiden Einschlüssen bei *Tobrilus gracilis*. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*, **20**: 17–27.

Schiemer F. 1971. Diagnose von *Tobrilus findeneggi* n.s. mit Bemerkungen zur Gattung *Tobrilus*. *Carintia II,* **31:** 147–157.

Shoshin A.V. and Shoshina A.A. 2003. The new facts about fauna of free-living nematodes from Saratov Reservoir. *Izwestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*, **2**: 276–281. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 1981. A revision of the genus *Tobrilus*. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **60**: 1302–1313. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 1983. Nematodes of families Tobrilidae and Tripylidae of world fauna. Nauka, Leningrad, 232 p. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 1987. A revision of the genus *Ironus*. *Zoologicheskiy Zhurnal,* **66**: 662–673. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 2001. Synopsis of the system of the family Tobrilidae. *Russian Journal of Nematology,* **9**: 19–24.

Tsalolikhin S.J. 2005a. Redescription of *Tobrilus aberrans*. *Zoosystematica Rossica*, **14**: 17–20.

Tsalolikhin S.J. 2005b. A review of the genus *Eutobrilus*. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **84**: 915–921. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 2006. The evolution of the supplementary apparatus in tobrilids. *Invertebrate zoology,* **3**: 41–51. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 2007. Redescription of *Tobrilus brevisetosus*. *Zoosystematica Rossica,* **16**: 5–8.

Tsalolikhin S.J. 2009. A review of the genus *Tobrilus*: "classical species". *Zoologicheskiy Zhurnal*, **88**: 787–793. [In Russian].

Zullini A. 2006. Order Triplonchida. In: *Freshwater Nematodes*. CABI-Publishing: 293–325.

Представлена 23 октября 2015; принята 5 ноября 2015.